УДК 595.792.16

В. А. Мамонтова

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМА ТЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ЛЯХНИД (APHIDINEA, LACHNIDAE)

СООБЩЕНИЕ II

Пути эволюции ляхнид

Резкое изменение в поздней перми климата в направлении аридизации и смена флоры обусловили, видимо, бурный расцвет тлей, поскольку их происхождение связано с умеренным климатом. Путем радиации возникло значительное число отдельных групп Aphidaria, развивающихся на хвойных. Они и дали начало предковым группам настоящих тлей, от которых в дальнейшем формировались отдельные семейства. Среди них ляхниды, как было показано в сообщении I, представляют собой древнюю и архаичную группу тлей, резко обособленную от остальных семейств и стоящую ближе всех к исходному, предковому типу.

Происхождение семейства восходит, вероятно, к середине мезозоя, а к концу мезозоя сформировались, вероятно, и все три подсемейства ляхнид. Центром происхождения ляхнид являются, по всей видимости, горные районы востока Палеарктики, где сосредоточено сейчас большинство наиболее примитивных видов и где всегда мог сохраняться подходящий для их циклического развития климат, что совпадает с выводами Шапошникова (1967). Общность фауны ляхнид Палеарктики и Неарктики, где сконцентрировано в настоящее время наибольшее число видов семейства, свидетельствует о возможности непосредственного обмена фаунами между Евразией и Америкой, вероятно, через Берингову сушу в палеогене и плейстоцене.

Пути эволюции ляхнид укладываются в общую схему эволюции тлей, разработанную Шапошниковым (1956, 1967), согласно которой главный путь эволюции тлей «...связан со сменой хозяев, с переходом тлей с хвойных растений на лиственные, с древесных на кустарники, с древесных и кустарниковых на травянистые растения». Такое развитие является результатом сочетания и чередования двух форм эволюции — филетической и квантовой в понимании Симпсона (Simpson, 1947, 1961). Кормовые связи ляхнид, а также наличие в их строении не только примитивных, но и ряда вторичных, далеко подвинутых признаков, обусловлены приспособлением к смене климата и фитоценозов вследствие гибели древних хвойных. Поэтому главный путь эволюции ляхнид, безусловно, связан со сменой растений — хозяев.

Вследствие вымирания кормовых растений сохранились лишь те формы древнейших ляхнид, которые смогли перейти на новые растения и приспособиться к ним.

Одна группа ляхнид, живущих на древних, вымирающих хвойных, переходит на новые мезозойские хвойные, эволюция другой группы ляхнид связана с переходом их с хвойных — на лиственные деревья, только появляющиеся во флоре мезозоя. Таким образом, с появлением современных хвойных и большинства родов лиственных (Quercus, Fagus, Salix и др.) от предковой группы ляхнид обособились две ветви: подсе-

мейство Cinarinae на новых хвойных и подсемейство Lachninae на лиственных.

Вслед за тем, от одной из групп Lachninae — предков современных Stomaphidini, обособилась еще одна ветвь ляхнид, перешедших сначала к миграциям на травянистые растения, а затем — к неполноциклому развитию на них, в связи с исчезновением их первичных хозяев. Эта группа претерпела в дальнейшем наибольшие преобразования, завершившиеся обособлением третьего подсемейства — Traminae.

Резкий скачкообразный переход в новую адаптивную зону (квантовая эволюция, которая прерывает постепенную филетическую) сопровождался значительными преобразующими сдвигами в организации ляхнид. Квантовая эволюция имеет особое значение как первый и главный шаг в образовании новых таксонов высшего ранга, в данном случае образовались новые подсемейства ляхнид. Дальнейшее развитие образовавшихся подсемейств осуществлялось уже путем филетической эволюции в одной адаптивной зоне. При этом, в строении Cinarinae и Lachinae появились немногие совершенные приспособления, благодаря которым они, несмотря на общую примитивность организации, сохранились до настоящего времени.

Наиболее примитивная организация и сравнительно слабые изменения наблюдаются в немногочисленном подсемействе Lachninae. Видимо, большинство представителей подсемейства вымерло, что довольно четко прослеживается на примере рода *Stomaphis,* а сохранившиеся могут быть отнесены (по терминологии Родендорфа, 1959) к «филогенетическим реликтам».

В организации представителей подсемейства Cinarinae сохранились многие архаичные черты, например, в строении усиков, хоботка, крыльев, слабо подвинутых в направлении диптеригии и примитивном расположении в передних крыльях медианы. С другой стороны, у них появились немногие преобразования, например, подвинутость сектора радиуса к концу птеростигмы, ускоренное развитие личинок и др., настолько повысивших уровень организации этих тлей, что они в настоящее время довольно многочисленны, разнообразны и широко распространены, хотя многие роды подсемейства монотипны. Его можно по терминологии Родендорфа отнести к «прогрессивным реликтам». По Шапошникову (1956) такой тип эволюции относится к неспециализированному. Исключение составляет одна из триб этого подсемейства — Eulachnini, эволюция которой, в связи с переходом к специфическим условиям жизни на хвое, осуществлялась в направлении специализации, понимаемой в узком смысле по Северцову (1939), как частный случай идиоадаптации.

Происхождение подсемейства Traminae загадочно, поскольку их строение весьма своеобразно, а первичный хозяин и связанные с ним генерации достоверно не известны. Если отвлечься от большого числа вторичных, специализированных черт, легко прослеживается явное их родство с представителями рода *Stomaphis* по совокупности общих в большинстве примитивных признаков: крупные размеры (до 5 мм), 5-члениковые усики личинок I возраста, полный набор мускульных пластинок, короткие крылья, отсутствие хитиновых валиков вокруг первичной ринарии и размещение побочных двумя группами, наличие продольного ряда склеритов посредине стернитов брюшка и, наконец, необычайное подобие в строении 1-го членика передних и средних лапок. Кроме примитивных признаков, общих с родом *Stomaphis,* у форм многих генераций трамин первично примитивно сегментировано тело.

В то же время, организация Traminae отличается наличием специфических вторичных признаков, которые подразделяются на две группы:

с одной стороны эволюционно подвинутых, например, наличие уже настоящих бескрылых девственниц без теменного шва на эпикраниуме. Это говорит о значительно более четкой и явственной, чем у других представителей семейства ляхнид, дифференциации генераций в этой группе, связанной с целым рядом морфологических преобразований. С другой стороны, эволюция ряда морфологических структур идет по пути редукции, упрощения организации. Это касается трубочек, 6-го членика усиков и глаз, связано с жизнью в почве на корнях растений, и прослеживается у Traminae наглядно: 6-й членик усиков и его шпиц у настоящих бескрылых, т. е. у форм, эволюционно более подвинутых, значительно короче, чем у крылатообразных бескрылых и крылатых девственниц. Вторично укорочен, почти полностью редуцирован до крохотного конусовидного остатка также 1-й членик лапок задних ног и, наоборот, сильно удлинен 2-й членик этой лапки.

Совокупность всех перечисленных особенностей организации Traminae является результатом длительной эволюции в направлении специализации в понимании Шапошникова (1956); оно шире того понятия, которое вложено в этот термин Северцовым (1939), поскольку оказалось, что закономерности путей эволюции тлей, чрезвычайно сложных по своим морфо-биологическим особенностям насекомых, не укладываются в схему, разработанную Северцовым в основном на материале позвоночных.

В отличие от рода *Eulachnus,* эволюция которого осуществлялась в направлении специализации по Северцову, у Traminae процесс специализации протекает иначе и вполне совпадает с закономерностью, установленной Шапошниковым для других групп тлей: «...наблюдается одновременно как сохранение архаичных признаков и приобретение специальных приспособлений (по Северцову, признаки специализации), так и редукция многих активных органов наряду с прогрессивным развитием органов пассивной защиты и органов размножения (по Северцову, признаки общей дегенерации)». Следовательно, термин «специализация» в данном случае как бы «...объединяет в себе понятия «специализация» и «общая дегенерация», употребляемые Северцовым, однако на иной, более широкой основе и так же, как эти понятия, характеризует определенный путь эволюции» (Шапошников, 1956, с. 228).

Группа трамин, как в отношении определяющих условий их эволюции, так и морфологических результатов последней, вполне укладывается в эту схему специализации. Они прошли путь одностороннего развития, обусловленного приспособлением к специфическим условиям жизни в почве на корнях растений, в результате которого некоторые их морфологические структуры интенсивно изменялись узкоприспособительно, в направлении решающего воздействия ведущего фактора среды, другие под этим же воздействием подверглись регрессу, редукции, а некоторые изменялись слабо, оставаясь примитивными.

Пока неизвестно, как обстоит у трамин дело с развитием в прогрессивном направлении органов размножения, однако, органы «пассивной защиты» отличным образом компенсируются симбиозом с муравьями, без которых они уже не могут существовать.

Специализация трамин выражена настолько явственно, изменения, которым подверглись их морфологические и биологические особенности настолько выразительны, что можно с полным основанием считать переход трамин к неполноциклому существованию на корнях процессом давним, даже если бы этому не было других доказательств (отсутствие первичных хозяев, видимо, исчезнувших в далеком прошлом и др.).

Родственные отношения внутри семейства и систематика ляхнид

Филогения и система (рисунок) подсемейств ляхнид трактуется нами во многом отлично от сложившихся к настоящему времени представлений.

Семейство ляхнид автором разделено на три подсемейства: Cinarinae, Lachninae и Traminae. В системе Шапошникова (1964) таксономическое положение этих групп понижено до ранга триб, с чем трудно

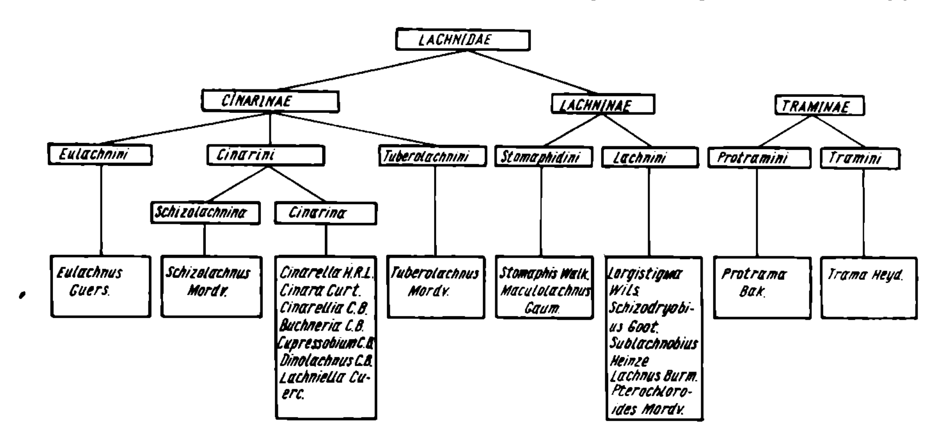


Схема классификации ляхнид.

согласиться. Подсемейства ляхнид четко обособлены такими существенными морфологическими признаками, как различное жилкование и относительные размеры передних и задних крыльев у Cinarinae и Lachninae; лапки задних ног примитивного строения у Cinarinae, вторичного типа у Lachninae и особого строения, в значительной степени эволюционно подвинутые, специализированные у Traminae. Наконец, различна форма постоянных ринарий и размещение вокруг них побочных и др. То есть между этими группами достаточно явственных существенных морфологических отличий и, что не менее важно, каждая из них четко обособлена экологически и, как результат этого, представляет определенное направление эволюции внутри семейства: Cinarinae — приспособление к новым условиям климата и смене хвойных в мезозое, Lachninae — переход на лиственные деревья и адаптацию к ним, а Traminae — эволюцию в направлении специализации, связанной с переходом группы к неполноциклому развитию на корнях травянистых растений.

Независимо от ранга, к которому относят систематики Cinarinae и Lachninae, их таксономическая равноценность сейчас общепризнана. Что касается положения в системе Traminae, то здесь мнения разделились: Мордвилко (1948), Pašek (1953), Eastop (1953) сближают их с Lachninae, объединяя в одном подсемействе. Börner (1952), Heinze (1962), Шапошников (1964) и Мамонтова (1972) поднимают группу до ранга, таксономически равноценного Cinarinae и Lachninae. Шапошников все подсемейства снижает до ранга триб.

Общность строения Traminae и Lachninae несомненна, а ряд примитивных признаков указывает даже на явное родство Traminae с представителями рода *Stomaphis*. Тем не менее, целесообразность сохранения за Traminae ранга отдельного подсемейства обусловлена тем, что организация этих тлей отличается и большим числом специфических вторичных признаков, как указывалось выше, двух типов: узкоприспо-

собительных, далеко подвинутых, и редуцированных. Специализация Traminae выражена очень четко, изменения, которым подверглись морфологические структуры, уже настолько глубоки, что представляется несомненным очень давнее обособление Traminae от общего с Lachninae ствола.

В связи с этим, уместно привести положение Родендорфа о том, что филогенез и система не всегда адекватны: «...В случае возникновения в филогенезе каких-либо прогрессивных или специальных черт организации, данная группа животных резко обособляется от предковой и становится представителем совсем иной, новой систематической единицы, то есть нового таксона более высокого ранга. Эта форма вместе со своим предком (в данном случае с родом *Stomaphis* (М.) остается филогенетически единой и в то же время систематически резко обособленной от него» (Родендорф, 1961, с. 42).

Таким образом, эволюционно Traminae отлично очерченная, единственная среди ляхнид узко специализированная группа, безусловно достигшая уровня, соответствующего рангу подсемейства.

В подсемействе Lachninae род *Stomaphis* Walk., видимо, наиболее древний, о чем свидетельствует самая примитивная в семействе хетотаксия шпица 6-го членика усиков, строение хоботка и другие особенности его морфологии. В то же время именно у этого рода известны далеко эволюционно подвинутые, редуцированные самцы: они личинкообразны и лишены ротового аппарата. Кроме того, у *Stomaphis,* вероятно, в результате сильного укорочения крыльев (до 0,8 длины тела), сектор радиуса передвинулся к переднему краю крыла гораздо дальше, чем у других Lachninae, и занял положение почти аналогичное тому, что наблюдается в крыле Cinarinae. Видимо, по этой причине Мордвилко (1948) выделил род в отдельную трибу, противопоставив ее, как равноценную, всем остальным Lachninae. В настоящей работе род *Stomaphis* оставлен в подсемействе Lachninae, поскольку можно полагать, что эволюция переднего крыла предков Stomaphis и Cinarinae осуществлялась независимо и параллельно, и поэтому подобие в жилковании крыльев не является свидетельством их близкого родства. Представители рода в настоящее время очень редки, наибольшее число видов локализовано в манчжурско-китайской подобласти Голарктики.

Род *Lachnus* Burm. наиболее широко распространен (15 видов). К нему очень близок род *Schizodryobius* Goot, у которого значительно больше, чем у *Lachnus,* производных, вторичных признаков, как-то: отсутствует теменной шов у бескрылых девственниц, короткие волоски на теле, причем на голенях они морфологически дифференцированы; самцы уже бескрылы, а семяпроводы их половых органов в проксимальной части уже соединены в общий проток; личинка I возраста с 4-члениковыми усиками (у *Lachnus* — с 5-члениковыми, что примитивнее). Тем не менее многие авторы не признают родовую самостоятельность *Schizodryobis,* с чем трудно согласиться.

Всего в подсемействе 7 родов, размещенных в двух трибах (рисунок). Род *Maculolachnus* Gaum., помещаемый большинством авторов в трибу Lachnini, целесообразнее переместить в трибу Stomaphidini в соответствии с последней системой Мордвилко (1948) и родственными отношениями рода, гораздо более примитивного, чем *Lachnus* по многим признакам, сближающим его в то же время с родом *Stomaphis*: строение кутикулы на теле и хоботке, форма и расчлененность головной капсулы, размещение побочных ринарий двумя группами над и под первичной ринарией, отсутствие хитинового валика вокруг последней, сходство кариотипов (у обоих родов $2n=10$).

Род *Pterochloroides,* действительно, как считал Мордвилко (1934), имеет много общего с родом *Lachnus* (например, в жилковании переднего крыла) и в то же время обладает многими вторичными признаками: усики личинок I возраста уже 4-члениковые, а на 1-м членике задних лапок всего 4 волоска и один чувствительный штифтик, в то время как у личинок *Lachnus* усики 5-члениковые, а волосков на лапках больше 10. Видимо прав Мордвилко (1934), считавший, что происхождение этого рода связано с родом *Lachnus,* и является результатом перехода последнего на Prunoidea.

Большинство афидологов, за исключением Мордвилко (1948) и Мамонтовой (1972), в это же подсемейство помещают и монотипный и, видимо, неполноциклый род *Tuberolachnus* Mordv. На самом деле род очень близок современным Cinarinae размерами; формой, окраской и жилкованием крыльев; формой вторичных ринарий, трубочек, анальной пластинки, строением личинок I возраста и, особенно, строением кишечного канала. Не случайно Мордвилко (1948) обособляет этот род от Lachninae. Общность с последними проявляется лишь в форме последнего членика хоботка и количестве волосков на нем, в строении ног и наличии бугра на тергуме брюшка. Происхождение и функции различного рода бугров на теле ляхнид до сих пор не выяснены, а форма ног и хоботка (на котором, кстати, значительно меньше волосков, чем у Lachninae, и почти такое же их количество, как у некоторых Cinarinae) в значительной степени зависят от того субстрата, на котором тля питается, и во многих случаях их сходство является результатом конвергенции. Это вполне допустимо и в данном случае, поскольку единственный представитель рода — *Tuberolachnus salignus* Gmel. живет не на хвойных, как Cinarinae, а на лиственных — ивах. У живущей на ивах *Neopterocomma asiphum* H.R.L. из другого семейства — Aphididae, последний членик хоботка по форме почти такой же, а волосков на нем даже больше, чем у *T. salignus.* В связи с вышесказанным, *Tuberolachnus* в ранге отдельной трибы Tuberolachnini целесообразно поместить в подсемейство Cinarinae (рисунок).

Многие морфо-биологические особенности *Tuberolachnus* весьма архаичны, о чем свидетельствует, например, его монотипность и неполноциклость. Род отделился от близких к Cinarinae предков, вероятно, еще в раннем мелу, поскольку его первичный хозяин, в настоящее время не известный, должен быть более древним, чем вторичный хозяин — *Salix,* обнаруженный в отложениях среднего мела (сеноман, по Криштофовичу, 1957). Морфологическая близость рода к Cinarinae заставляет думать, что его первичным хозяином могло быть хвойное. Поэтому интересно сообщение (Börner u. Heinze, 1957), что в южной Европе *T. salignus* Gmel. встречается на *Pinus halepensis.* Поскольку род близок к Cinarinae одинаковыми вторичными признаками, в частности, жилкованием переднего крыла, можно предположить, что в то время Cinarinae уже отделились от Lachninae и адаптировались к более молодым хвойным.

В понимании филогении и систематики подсемейства Cinarinae в системах отдельных афидологов также нет согласованности. У Мордвилко все Cinarinae (куда входят и два рода — *Eulachnus* Guerc. и *Schizolachnus* Mordv.) объединены в трибе Cinarini. Однако сейчас почти все афидологи считают целесообразным разделение подсемейства на трибы (или подтрибы, в случае если подсемейство низведено до ранга трибы), хотя осуществляют это каждый по-своему. Большинство систематиков, за исключением Бёрнера и Хейнце, разбивают Cinarinae на две группы, четко обособленные морфологически и экологически: одна

группа с большим числом монотипных родов, близкородственных двум главным прогрессивным родам *Cinarella* H.R.L. и *Cinara* Curt., виды которой заселяют ветви, стволы и корни хвойных деревьев; другая — представлена родами *Schizolachnus* и *Eulachnus*, обитателями хвои.

Таким образом, род *Schizolachnus* объединяют в одном надродовом таксоне с *Eulachnus*, основанием чему служит лишь сходное строение 4-го членика хоботка. Поскольку представители обоих родов живут на хвое, общность у них этого признака представляет собой лишь результат конвергенции, а не следствие близкого родства. По уровню общей организации род *Schizolachnus* намного примитивнее рода *Eulachnus*, отличается от него многими существенными особенностями морфологии и этими же особенностями очень близок роду *Cinara* Curt. Как видно из таблицы, даже классическое строение 4-го членика хоботка у них отлично. Если к этому добавить, что большинство приведенных в таблице признаков у *Schizolachnus* примитивно, у *Eulachnus* — вторично, а представители обоих родов живут в одинаковых условиях — на хвое

Морфологические признаки трех родов Cinarinae

Морфологические признаки	*Eulachnus* Guerc.	*Schizolachnus* Mordv.	*Cinara* Curt.
Форма тела	Сильно вытянутая, палочковидная	Яйцевидно-эллипсоидная	Яйцевидно-эллипсоидная
Опыленность тела	Слабая или отсутствует	Густой длинный пушок	Как правило, опылены
Волосяной покров	Редкий, волоски палочковидные	Густой, волоски щетинковидные	Густой, волоски щетинковидные
Эпикраниальный шов	Отсутствует или короток	Явственный	Явственный
Триомматидий	Развит слабо	Явственный	Явственный
Первичные ринарии на усиках	Без хитинового валика	С хитиновым валиком	С хитиновым валиком
Побочные ринарии	Размещены ниже и на расстоянии от постоянной	Размещены группой, сбоку от постоянной	Размещены группой сбоку от постоянной
Вторичные ринарии бескрылых	Как правило, отсутствуют или всегда одна	Всегда имеются	Всегда имеются
Дополнительные волоски на IV членике хоботка	Отсутствуют	Имеются	Имеются
Отчлененный кончик хоботка	Суживается резко, по бокам с выпуклостями	Суживается постепенно, по бокам без выпуклостей	Суживается постепенно, по бокам без выпуклостей
1-й членик задней лапки	Длинный, с двумя спинальными волосками	Короткий, без спинальных волосков	Короткий, без спинальных волосков
2-й членик задней лапки	Длинный	Короткий	Короткий
Трубочки	Редуцированные, цилиндрические, без волосков	Конусовидные, с волосками	Конусовидные, с волосками
Передние крылья	В 1,07 раза длиннее тела	В 1,4 раза длиннее тела	В 1,4 раза длиннее тела
Яйца зимуют	На коре ветвей	На хвое	На хвое

сосен, что делает более значительной глубину различий между ними, то о близком их родстве говорить не приходится. Существенные отличия между ними проявляются в почти крайних в семействе кариотипах (2n=18 у *Schizolachnus*, 2n=8 у *Eulachnus*).

Морфологическая близость рода *Schizolachnus* к роду *Cinara*, дополняется экологической — яйца откладываются на хвое. Кроме явно адаптивного к жизни на хвое признака — короткого 4-го членика хоботка, *Schizolachnus* отличается от *Cinara* лишь меньшими размерами тела, что может быть также связано с жизнью на хвое, и меньшего размера трубочками, что в свою очередь, может быть скоррелировано с размерами тела. Поэтому логично допустить, что отделение *Schizolachnus* от *Cinara* произошло сравнительно недавно, однако до плейстоцена, поскольку ареал рода голарктический.

Род Eulachnus Querc. единственный в подсемействе Cinarinae, эволюция которого, как уже говорилось выше, осуществлялась в направлении специализации, которая зашла настолько далеко, что его филогенетические связи сейчас трудно проследить. Сочетание вторичных признаков с явно примитивными указывает на происхождение от какой-то примитивной и древней группы Cinarinae. Архаичны неслитые мускульные пластинки, длинные лапки ног, склеротизация груди бескрылых некоторых примитивных видов, слабо выделенный в глазу триомматидий, крылатые самцы.

Вторичных признаков в роде больше и они, кроме того, весьма своеобразны; некоторые из них у других ляхнид не встречаются, как-то: узкое, вытянутое и малых размеров тело, короткие с редуцированным жилкованием передние крылья, редкие дифференцированные по форме волоски на теле; отсутствие или слабая выраженность теменного шва на голове, длинные усики и, наконец, своеобразной формы, цилиндрические очень короткие, без волосков трубочки. Вторично подвинуты в направлении олигомеризации половые органы самцов: семенники состоят всего из двух пар фолликулов.

Eulachnus близкородственны викарному северо-американскому роду *Essigella* Guerc. При этом обособление предков этих родов относится к более раннему времени, чем рода *Schizolachnus*, (возможно к мезозою); наличие своеобразных адаптивных признаков Eulachnini и резкое их отличие от *Schizolachnus*, возможно, объясняется переходом с вымерших голосеменных на современные виды *Pinus*.

После отделения Евразии от Америки Беринговым проливом, развитие викарных родов Eulachnini пошло разными темпами. Род *Essigella* отличается от *Eulachnus* бо́льшим набором апоморфных признаков: усики взрослых уже 5-члениковые, а самцы уже бескрылы.

Исходя из вышеизложенного Cinarinae целесообразно разделить на три трибы — Cinarini, Eulachnini и Tuberolachnini (Мамонтова, 1972). О последней уже говорилось выше, а две первые формально соответствуют системе Пашека (Pašek, 1953), хотя сущность этого разделения, в противоположность всем существующим системам, иная.

В трибе Eulachnini остаются только роды *Eulachnus* и *Essigella*. Род *Schizolachnus*, который еще сравнительно недалеко отошел от родов *Cinarella* и, особенно, *Cinara*, целесообразнее выделить лишь в самостоятельную подтрибу (Schizolachnina), объединив ее с подтрибой Cinarina в общей трибе Cinarini. Последняя, как таксономически равноценная, противопоставляется трибе Eulachnini.

Подтриба Cinarina в данной работе разделена на 7 родов. В системе Шапошникова (1964) шесть из этих родов помещены в ранг подродов, а род *Cinarellia* С.В. им вообще не выделен. Однако большинство этих

родов монотипно, в том числе и род *Cinarellia,* и настолько четко морфологически разграничено, что за ними целесообразно сохранить ранг отдельных родов. Это подтверждается и данными кариологии (Рукавишников, 1974).

Филогенетические связи большинства родов подсемейства очень трудно проследить в связи с монотипностью, морфологической разобщенностью большинства из них и в результате приобретения ими специфических адаптаций. Промежуточные звенья, видимо, вымерли. Четкая преемственность наблюдается лишь в линии *Cinarella* → *Cinara,* где довольно явственно прослеживается отчленение от более близкого к исходным формам рода *Cinarella* эволюционно более молодого рода *Cinara,* который достиг наибольшего в семействе ляхнид расцвета и дифференциации.

Однако Шеленгиевич, основываясь на строении половых органов самцов (Glowacka et auct., 1974), считает, что представителей родов *Cinarella* и *Cinara* следует объединить в одном роде, поскольку в строении половых органов самцов *Cinarella pinea* Mordv. и *Cinara nuda* Mordv. «существенные отличия не обнаружены». Вывод сделан на основании снова-таки «единственного главного признака». Остальные морфологические отличия игнорируются, хотя они весьма существенны. Между этими родами существуют отличия и в этологии, поведении представителей этих родов, способе размещения на кормовом растении (густые плотные колонии у *Cinara* и единичные экземпляры у *Cinarella*). Различны их кариотипы: у *Cinara* 2n=10, у *Cinarella* 2n=14.

Боковой ветвью, видимо, наиболее древней в трибе Cinarini является монотипный род *Buchneria* C.B., в строении которого наблюдается наибольшее число примитивных признаков: крупные размеры и эллипсоидная форма тела, неслитые мускульные пластинки, длинный 1-й членик лапок задних ног, большое число волосков на нем (больше 20 у взрослых и больше 10 у личинок) и отсутствие среди них чувствительного штифтика, то есть эти волоски еще функционально не дифференцированы. Большинством этих признаков род близок роду *Cinarella,* однако его нельзя считать исходным для последнего, как это представлено в филогенетической схеме Пашека (Pašek, 1953), вследствие наличия не меньшего числа вторичных, адаптивных, в большинстве только этому роду присущих признаков, например, своеобразно расширенных и направленных вперед тазиков передних ног и необычно для ляхнид резко дифференцированного волосяного покрова тела взрослых на черно-бурые толстые шипы, игольчатые волоски разной длины и совсем короткие, острые шипики, разбросанные между ними. Постоянные ринарии *Buchneria* с хитиновым валиком. Личиночных возрастов всего три. Вид характеризуется ярко выраженной мимикрией. Все эти признаки, безусловно, вторичны.

И тем не менее, не приходится сомневаться в том, что род является одним из древнейших в подсемействе, хотя он связан с пихтой (*Abies*), достоверно известной в Европе лишь с палеогена (Криштофович, 1957). В связи с этим допустимо одно из двух: либо пихта появилась гораздо раньше, чем об этом свидетельствуют найденные ископаемые остатки, либо на пихту род перешел с какого-то более древнего хвойного, чем может объясняться и монотипность рода и столь резкое сочетание в нем весьма примитивных, близких к исходному типу признаков с чертами ярко выраженного и разнообразного адаптивного характера.

Остальные роды подтрибы характеризуются различным в каждом роде сочетанием архаичных и своеобразных апоморфных признаков, и этим резко обособлены, что подтверждается и разными кариотипами

у разных родов. Вместе с тем, все они обладают признаками, сближающими их между собой. Поэтому можно допустить, что они произошли от общего предка, а отличия между ними объясняются адаптацией к различным кормовым растениям: к пихте (*Abies*) рода *Dinolachnus*, к соснам (*Pinus*) рода *Cinara*, к кипарисовым (Cupressaceae) рода *Cupressobium*, к елям (*Picea*) рода *Lachniella* и к лиственнице (*Larix*) рода *Cinarellia*. Преобразующее значение подобного перехода на новое кормовое растение отлично иллюстрируется удивительным подобием строения лапки ног трех видов, живущих на лиственнице, филогенетически, безусловно, неоднородных.

Cinara kochiana Börner с лиственницы, выделенная автором в род *Laricaria*, настолько близка *Cinara nuda* Mordv., что выделение ее в самостоятельный род нецелесообразно, чему соответствует и кариотип (Рукавишников, 1974). Выделение Бёрнером родов *Cinaropsis* и *Pityaria*, как убедительно показал Пашек (Pašek, 1953), также неправомочно, поскольку диагностические родовые признаки не являются постоянными даже у отдельных генераций одного вида.

Подсемейство Traminae большинством авторов подразделяется на две трибы — Protramini и Tramini и три рода: *Protrama* Bak., *Neotrama* Bak. и *Trama* Heyd. Наибольшей примитивностью отличается род Protrama, у которого еще имеются трубочки, а 6-й членик усиков, в частности шпиц, длиннее, чем в других родах. У *Trama* трубочки уже редуцировались, 6-й членик усиков и его шпиц стали короче. Все азиатские виды, примитивные и по другим признакам (длинный хоботок и пр.), также относятся к *Protrama*, а не к *Trama*. Между тем, Нарзикулов всех трамин относит только к одному роду *Trama*: «Мы считаем, что род *Trama* Heyd. является цельной, четко отграниченной таксономической единицей в подсемействе Lachninae и для дробления его на подроды нет достаточных оснований. В настоящее время известны виды, которые занимают промежуточное положение между *Protrama* и *Trama*.» (Нарзикулов, 1973, с. 108). Признаками, якобы стирающими грань между родами Traminae, Нарзикулов считает длину шпица и число фасеток глаз, то есть те морфологические особенности, которые чрезвычайно вариабельны у представителей различных генераций даже в одной колонии Traminae. И особенно четко в колониях, состоящих из настоящих и крылатообразных бескрылых.

В разделе об эволюции Traminae, как пример наглядного процесса редукции некоторых морфологических структур, указывалось, что у настоящих бескрылых девственниц, то есть форм, эволюционно более подвинутых, шпиц всегда короче, чем у крылатообразных бескрылых, стоящих ближе к первичным — крылатым формам. Это же касается и числа фасеток глаз, также подвергающихся процессу редукции. Истоп (Eastop, 1953), разработавший систематику Traminae, указал на достоверные отличия по длине шпица между родами *Protrama* и *Trama* соответствующих генераций, и признак этот, безусловно, филогенетически значим, поскольку указывает на степень эволюционной подвинутости по редукции шпица указанных родов.

Далее: «В длине второго членика задней лапки и хоботка нет различий между *Protrama, Neotrama* и *Trama*» (там же). Никто не разделяет Traminae на роды по этим вспомогательно-диагностическим, а не таксономическим признакам, тем более, что длина их хоботка весьма изменчива и трудно измерима, поскольку членики хоботка могут втягиваться внутрь. Иллюстрацией служат новоописания самого Нарзикулова: у *Trama bazarovi*, 1966 автор указывает длину хоботка, равную

1,70 мм, а затем (Нарзикулов, 1973) — равную 3,56 мм, то есть истинная длина хоботка оказалась более чем вдвое длиннее!

Между родами *Protrama* и *Trama* имеются четкие альтернативные различия, переходы между которыми невозможны, это, например, наличие трубочек у *Protrama* и отсутствие их у *Trama*. Он тем более важен, что, так же как и шпиц, свидетельствует о степени эволюционной подвинутости групп видов, отнесенных к различным родам: у *Protrama* трубочки еще имеются, следовательно, этот род намного примитивнее и древнее рода *Trama*, у видов которого, в процессе длительного эволюционного пути в направлении специализации, трубочки уже редуцировались. Таким образом, роды *Protrama* и *Trama* очерчены не только морфологически: их строение отображает те ступени, на которые поднялась та или иная группа видов, объединенная в род. Налицо тот случай, когда филогенез и система оказались адекватными, а система — естественной. Согласно вышеизложенному, подсемейство Traminae целесообразно разделить на две трибы и два рода (таблица).

SUMMARY

The paper is concerned with evolution ways of Lachnidae, their place in the system of plant lices, phylogeny and some principles of phylogenetic schemes construction, relationships in the system of the family under study as reflected in the general classification scheme.

ЛИТЕРАТУРА *

Козлов М. А. Основные типы специализации наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам: Тез. докл. отчетной науч. сессии по итогам работ 1969 г. ЗИН АН СССР.— Л. : Наука, 1970, с. 24—25.

Нарзикулов М. Н. Тли рода Trama Heyden, 1837 (Homoptera, Aphidinea) фауны Палеарктики.— Энтомол. обозр., 1973, **52**, № 1, с. 108—115.

Рукавишников Ю. М. О кариологии тлей с циклическим партеногенезом.— В кн.: Апомиктическое размножение и гетерозис.— Новосибирск : Наука, Сиб. отд.-ние АН СССР, биол. ин-т, 1974, с. 229—232.

Шмальгаузен А. А. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора.— М.: Наука, 1968.— 451 с.

Dollo L. Sur la philogenie des Dipneuster.— Bull. Soc. belge geol. pal. et hydr., 1895, **9**, p. 79—128.

Glowacka E., Klimaszewski S. M., Szelegiewicz H., Wojciechowski W. Über den Bau des männlichen Fortpflanzungsistems der Lachniden (Homoptera, Aphidoidea).— Ann. Zool., 1974, **32**, p. 39—49.

Heie O. E. a. Friedrich W. L. A Fossil specimen of the North American Hickory Aphid (Longistigma caryae Harr.) found in Tertiary Deposits in Iceland.— Ent. scand., 1971, **2**, p. 74—80.

Mackauer M. Die Aphidiiden (Hymenoptera) Finnlands.— Fauna Fennica, 1968, **22**, p. 16—17.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
5.X 1979 г.

* Полный список цитированной в статье литературы дан в кн.: Мамонтова В. О. Попелиці — Ляхніди. — Київ, Наук. думка, 1972. — 228 с. — (Фауна України; Т. **20**, Вип. 7).